© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ueber die Verhältnisse des Urdarms und des Canalis neurentericus bei der Ringelnatter (*Tropidonotus natrix*).

Von **Ludwig Will** in Rostock.

Mit 6 Textfiguren.

Während für die sämtlichen bisher entwicklungsgeschichtlich genauer untersuchten Reptilien, nämlich für die See- und Landschildkröten, die Eidechse und den Gecko eine umfangreiche Gastrulaeinstülpung nachgewiesen wurde, welche sich in Folge des Durchbruchs der unteren Urdarmwandung mit dem sogen. subgerminalen Raum, der Furchungshöhle, zu dem definitiven Urdarm vereinigt, der alsdann durch einen Kanal, den Kupffer'schen Gang oder, wie er später genannt wird, den Canalis neurentericus mit der Außenwelt in Verbindung steht, liegen für die Schlangen nur sehr fragmentarische Mitteilungen vor, die noch dazu recht widerspruchsvoll lauten.

Kupffer[1]), der erste, der die Schlangen auf ihre Keimblattbildung untersuchte, beschreibt nur ein einziges jüngeres Stadium von *Coluber aesculapii*, bei dem auf der Oberfläche der Keimscheibe eine kleine taschenförmige Einsenkung entstanden ist, die er, wie wir heute sagen können, mit vollem Recht als das Homologon einer Gastrulaeinstülpung in Anspruch nimmt, die jedoch, wie ich gleich zeigen werde, nur den Anfang der Urdarmbildung darstellt. Da Kupffer die folgenden Entwicklungsstadien fehlten, so konnte er damals zu der irrigen Ansicht geführt werden, dass die von ihm beobachtete Einstülpung lediglich in die Bildung der Allantois eingehe.

Weiter beschreibt Kupffer nur noch zwei Embryonen, die jedoch aus sehr viel späterer Zeit stammen und bereits ein fast resp. ganz geschlossenes Amnion besitzen. Da er an diesen Embryonen konstatiert, dass hier jene für alle älteren Wirbeltierembryonen typische Verbindung zwischen Medullar- und Darmrohr, die wir als Canalis neurentericus bezeichnen, ebenfalls existiert, so musste man, wenn man gleichzeitig auch die Angaben von Balfour, Strahl und Hoffmann für die Eidechse in Betracht zog, notwendig zu der Ansicht kommen, dass wie bei der Eidechse so auch bei den Schlangen die Oeffnung der Gastrulainvagination direkt in den Canalis neurentericus übergehe, letzterer also vom Beginn der Gastrulation an bis in eine sehr späte Embryonalzeit eine durchaus kontinuierliche Bildung sei.

Dieser Anschauung huldigte offenbar auch Hoffmann[2]), als er nach Kupffer ebenfalls einige Stadien aus der Entwicklung der Schlangen untersuchte. Unglücklicherweise standen ihm aber die

1) C. Kupffer, Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbeltiere etc. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte, Anat. Abt., 1882.

2) Hoffmann's Bearbeitung der Reptilien in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

jüngsten Stadien garnicht zur Verfügung und der Autor beginnt seine Untersuchung erst mit einem Embryo, der bereits weit über das Gastrulastadium hinaus war und schon eine deutliche aber noch offene Medullarrinne zeigte. Nach dem damaligen Stande der Reptilienforschung musste man natürlich erwarten, dass jene Verbindung des Urdarms mit der Außenwelt, welche wir als Canalis neurentericus kennen, wie auf den Anfangs- und Endstadien, so auch auf diesem von Hoffmann beobachteten mittleren Stadium vorhanden sein müsse.

Hoffmann fand jedoch im Gegenteil zu seiner großen Ueberraschung, dass auf dem beobachteten Stadium ein Canalis neurentericus überhaupt fehle und sogar bei der Ringelnatter erst auftrete, wenn bereits eine recht große Zahl von Urwirbeln angelegt ist, also erst auf einem sehr viel späteren Stadium. Es schien hier also ein offner Widerspruch mit den Beobachtungen Kupffer's vorzuliegen, die an *Coluber aesculapii* angestellt wurden, einen Widerspruch, den Hoffmann sich nur so erklären konnte, dass entweder die Ringelnatter in ungeahnter Weise von der Entwicklung Aeskulapnatter abweiche oder aber dass Kupffer eine Verwechslung untergelaufen sei.

Keines von beiden ist jedoch der Fall: sowohl die Kupffer'sche als auch die Hoffmann'sche Beobachtung ist vollkommen richtig und der Widerspruch zwischen beiden löst sich in ganz anderer Weise.

Bis dahin hatte man eben nur eine einigermaßen vollständige Kenntnis von der Entwicklung der Eidechse, bei der thatsächlich die Invaginationsöffnung, wie sie bei der Urdarmeinstülpung entstehen muss, kontinuierlich nach dem Schwunde der unteren Urdarmwand zunächst in den Kupffer'schen Gang übergeht, der dann nach Ausbildung des Medullarrohrs direkt zu einem Canalis neurentericus, d. h zu einer Verbindung zwischen Medullar- und Darmrohr wird.

Allein ich habe schon vor mehreren Jahren zeigen können, dass sich nicht alle Reptilien in derselben Weise verhalten.

So zeigt z. B. beim Gecko[1]) der Canalis neurentericus eine intermittierende Existenz. Auch hier tritt eine Urdarmeinstülpung auf, die nur viel umfangreicher ist, als das nach den Untersuchungen an anderen Reptilien der Fall zu sein schien und die Invaginationsöffnung verwandelt sich nach dem Durchbruch der unteren Urdarmwand in einen Kanal, der den nunmehr erweiterten Urdarm mit der Außenwelt verbindet und den ich aus hier nicht zu erörternden Gründen als Kupffer'schen Gang bezeichnet habe. Allein dieser Gang geht hier nicht wie bei der Eidechse direkt in den Can. neurentericus über, sondern er verengert sich allmählich um dann zum Verschluss zu kommen. Es folgen hierauf eine Reihe von Stadien, bei denen überhaupt eine

1) L. Will, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. I. Die Anlage der Keimblätter beim Gecko (*Platydactylus facetanus* Schreib.). Zool. Jahrb., Abt. f. Anatomie, Bd. VI.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Kommunikation zwischen Urdarm und Außenwelt fehlt und erst nach dem zahlreiche Ursegmente angelegt sind, tritt etwas weiter hinten eine solche Verbindung als Canalis neurentericus von Neuem auf.

Wahrscheinlich ist dasselbe auch bei der Landschildkröte der Fall, bei der ich den Kupffer'schen Gang sich ebenfalls stark zurückbilden sah, bis derselbe zu einem äußerst engen und kaum noch nachweisbaren Gange wurde. Ob derselbe hier vollständig schwindet, kann ich nicht sagen, weil mir die nächsten Stadien fehlen; da aber in viel späteren Stadien wieder eine sehr weite Kommunikation als Canalis neurentericus existiert, so halte ich es wenigstens für wahrscheinlich, dass auch bei der Schildkröte dieser Gang vorübergehend schwindet, um dann als Canalis neurentericus von Neuem weiter hinten aufzutreten.

Mag dem sein wie ihm wolle, jedenfalls ist für *Platydactylus* die intermittierende Existenz jener Verbindung vollkommen sicher gestellt und diese Thatsache erweckte in mir die Vermutung, dass der vorhin erwähnte Widerspruch von Kupffer und Hoffmann sich einfach dadurch erkläre, dass auch bei den Schlangen der Kanal nicht kontinuierlich von Anfang bis zu Ende geöffnet bleibt, sondern vorübergehend zum Verschluss kommt.

Da die durch die Hoffmann'schen Angaben angeregten Zweifel das Vorkommen der für andere Reptilien konstatierten typischen Gastrulaeinstülpung für die Schlangen überhaupt in Frage stellen konnten, so war hier eine eingehende Untersuchung geboten, die denn auch meine oben geäußerte Vermutung durchaus bestätigt hat.

Ich gehe von einem jungen Stadium (Fig. 1) aus, in dem auf der äußeren Oberfläche der Keimscheibe noch keinerlei Anzeichen von der Anlage des Embryonalkörpers vorhanden sind, in dem jedoch auf Längsschnitten sich in der Nähe der Keimscheibenmitte eine Verdickung der oberen Zellschicht findet, die die Anlage des Embryonalschildes (*S*) dar-

Fig. 1.

Fig. 1. Längsschnitt durch einen jungen Embryonalschild mit der ersten Anlage der Primitivplatte.

S = Embryonalschild; *pp* = Primitivplatte; *do* = Oberfläche des ungefurchten Dotters.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

stellt. Am hinteren Ende des letzteren geht das Cylinderepithel des Schildes unmerklich in einen Zellenwulst (*pp*) über, der die erste Anlage der Primitivplatte darstellt und aus mehreren Zelllagen besteht, die nach hinten sich wieder in eine einfache, ein niedriges Epithel darstellende Zellschicht fortsetzt.

Was dieses und die nachfolgenden Stadien besonders von anderen Reptilien unterscheidet, ist die Anwesenheit einer mächtigen mit Flüssigkeit erfüllten Furchungshöhle, die den Raum zwischen Dotter (*do*) und oberem Blatt einnimmt, welches letztere gewissermaßen das Dach der Furchungshöhle abgiebt. Die Furchungshöhle entbehrt jedoch nicht der zelligen Elemente. Während diese aber bei anderen Reptilien mit geringer entwickelter Furchungshöhle in Form von rundlichen dotterreichen Zellen mehr oder weniger nahe bei einander liegen, so dass die Furchungshöhle vielfach nur auf die Lücken zwischen den tieferen Zellen beschränkt ist, sind sie hier zu langen mit einander in Verbindung stehenden Zellsträngen angeordnet. Die Zellen, welche diese Stränge bilden, sind in der Tiefe der Furchungshöhle von rundlicher Gestalt und von Dotterkörnern vollgepfropft, während sie nach oben dotterärmer werden und je mehr nach oben desto mehr eine amöboide Gestalt annehmen. Unmittelbar unter dem Dach der Furchungshöhle lösen sie sich in lockere Massen solcher durch Fortsätze in Verbindung stehender Zellen auf um sich sodann in höchst unregelmäßiger Weise unter dem oberen Blatte auszubreiten. Nach den Bildern, die mit großer Regelmäßigkeit auf den Schnitten wiederkehren, macht es ganz den Eindruck, als ob diese dotterarm gewordenen Zellen wie Amöben unter dem Dach der Furchungshöhle entlang kriechen, wobei die untere Grundfläche des oberen Blattes als Basis dient. Wie aus dieser Schilderung hervorgeht, sind diese Zellen, welche später einen wesentlichen Antei an der Bildung des unteren Keimblattes nehmen, auf diesen und älteren Stadien noch ziemlich weit von der Bildung eines zusammenhängenden Blattes entfernt. Nur an einzelnen Stellen des Präparates haben sie sich nach Einziehung ihrer Ausläufer zu einem Plattenepithel aneinander gereiht, das auf kurze Strecken unter dem oberen Blatte hinwegzieht. An anderen Stellen liegen sie noch ganz unregelmäßig neben und sogar übereinander; wieder an anderen Punkten liegen sie so vereinzelt, dass hier thatsächlich das obere Blatt noch allein das Dach der Furchungshöhle bildet.

An dem vorliegenden und andern gleichalterigen Präparaten bemerkt man auf den ersten Blick, dass an der Primitivplatte engere Beziehungen zwischen dem oberen Blatt und den tieferen Zellen bestehen, indem hier beiderlei Zellenarten ineinander übergehen und gemeinsam am Aufbau der Primitivplatte sich beteiligen. Bei genauerer Untersuchung mit starken Systemen bemerkt man aber auf manchen Stellen, so namentlich hinter der Primitivplatte, in der Umgebung des

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Schildes, ja sogar in der vorderen Schildregion ein Eindringen von tiefern Zellen zwischen die Zellen der oberflächlichen Zellschicht.

In Folge dieser Verhältnisse gestaltet sich der Versuch, schon jetzt bei der Ringelnatter die Zugehörigkeit der einzelnen Zellen zu bestimmten Keimblättern bestimmen zu wollen, äußerst schwierig. Nach dem vielfach angewandten Verfahren könnte man versucht sein, die oberflächlich epithelartig angeordneten Zellen einfach als Ektoderm, die tieferen samt den Dotter als Entoderm zu bezeichnen, bei welcher Nomenklatur die Primitivplatte dann als eine ektodermale Wucherung aufzufassen wäre. Nach einer sorgfältigen Vergleichung aller verschiedenen Entwicklungsstadien unter einander sowie mit den entsprechenden Stadien anderer Reptilien muss ich jedoch eine solche Unterscheidung als unrichtig verwerfen. Gegen eine solche Auffassung spricht besonders die Thatsache, dass beständig tiefere Zellen in den Verband der Primitivplatte eintreten und dass sich das Gleiche auch noch auf späteren Stadien an einer ausgedehnten Region des oberen Blattes in der Umgebung des Schildes, namentlich aber hinter der Primitivplatte beobachten lässt. Mir macht es vielmehr den Eindruck, als ob die frühzeitige epithelartige Anordnung der Zellen an der Oberfläche der Keimscheibe zunächst noch nichts mit der Bildung des Ektoderms zu thun hat, sondern lediglich die Folge einer rein mechanischen Ursache, des Vorhandenseins einer ausgedehnten Furchungshöhle ist, deren Umfang die zunächst verfügbaren Zellenmassen zwingt, sich in einer einfachen Schicht anzuordnen, genau so, wie der anfangs solide Zellhaufen eines total sich furchenden Eies durch das Auftreten einer weiten Furchungshöhle im Innern gezwungen wird, sich in Gestalt eines Epithels, eines indifferenten Blastoderms, um jene anzuordnen.

Vor dem Auftreten des Embryonalschildes möchte ich daher die oberflächliche Zellschicht noch als ein ganz indifferentes Blastoderm und das ganze Stadium als ein Blastulastadium betrachten, an dem erst successive die Herausbildung der Keimblätter sich vollzieht. Mit Sicherheit lässt sich auf dem Stadium der ersten Anlage des Schildes nur dieses, und vielleicht die ihn nach vorne und seitlich umgebende Region als Ektoderm in Anspruch nehmen, falls sich in dieser schon ein Einrücken von tieferen Zellen in die obere Lage mit Sicherheit ausschließen lässt. Eine sichere Unterscheidung der Keimblätter wird erst mit dem Fortschritt des Gastrulationsprozesses möglich.

Allmählich setzt sich der Schild durch relative Dickenzunahme gegenüber dem umgebenden Blastoderm schärfer von dem letzteren ab und erscheint nunmehr auch äußerlich auf der Keimscheibe als ein weißlicher heller Fleck, an dessen Hinterende die Primitivplatte gelegen ist, die jedoch erst etwas später äußerlich wahrnehmbar wird, wenn sie in Folge der Wucherung der sie zusammensetzenden Zellen an Dicke zugenommen hat. Aeußerlich tritt sie jedoch auch dann

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nicht immer in toto hervor, denn während sie in einigen Oberflächenbildern als ein sichelförmiger Wulst erscheint, wird sie in anderen Fällen nur in ihrer mittleren, sich besonders über die Oberfläche erhebenden Partie sichtbar.

Ueber die wirkliche Ausdehnung der Primitivplatte erhält man nur auf Schnitten Auskunft; aus diesen ergiebt sich, dass meist die Breitenausdehnung die Länge der Platte beträchtlich überwiegt. Ich gebe hier einige Maße:

Ser.	15.	Primitivplatte	lang	0,27	mm,	breit	0,5	mm
„	16.	„	„	0,54	„	„	0,6	„
„	17.	„	„	0,68	„	„	0,8	„
„	3.	„	„	0,65	„	„	1,03	„
„	2.	„	„	0,43	„	„	1,51	„
„	1.	„	„	0,28	„	„	0,63	„

Da sich diese Wucherungszone nach den seitlichen und hinteren Rändern zu allmählich verjüngt und sich außerdem dem konvexen hintern Schildrand eng umschmiegt, so ergiebt sich damit für die Primitivplatte eine sichelförmige Gestalt.

Die histologischen Verhältnisse sind noch ungefähr dieselben wie auf dem vorhergehenden Stadium, nur dass die blattartige Anordnung der tieferen Zellen an manchen Stellen Fortschritte gemacht hat. An der Primitivplatte jedoch prägt sich der Uebergang zwischen den tieferen Zellen und denen der Primitivplatte selbst immer unverkennbarer aus, so dass daraus hervorgeht, dass die Massenzunahme der Platte nicht allein auf die in ihr sich abspielenden Vermehrungsvorgänge der sie ursprünglich zusammensetzenden Zellen, sondern zu einem guten Teil auch auf eine ständige Anlagerung resp. Einwanderung von tieferen Zellen zurückzuführen ist.

Die weiteren Entwicklungsvorgänge prägen sich nun auch schon deutlich auf der äußeren Oberfläche der Keimscheibe aus. Sie schließen sich eng an die von andern Reptilien bekannten Verhältnisse an, weshalb ich hier nur hervorheben will, dass bei *Tropidonotus natrix* das erste Anzeichen der beginnenden Gastrulaeinsenkung auf der Oberfläche der Primitivplatte in Form einer sehr ausgeprägten Sichelrinne (Fig. 2) auftritt, deren mittlerer Abschnitt sich dann allein zu der Urdarmtasche weiter einsenkt. Zu bemerken ist jedoch, dass man gelegentlich bei der Ringelnatter eine solche Sichelrinne vermisst, indem sich alsdann die Einsenkung von vornherein auf ihren mittleren Abschnitt beschränkt. Diese Ausnahme scheint dann bei *Tropidonotus tesselatus* zur Regel geworden sein, bei der ich an mehreren auf diesen Punkt hin genau untersuchten gleichalterigen Embryonen statt der Sichelrinne immer nur den mittleren Teil ausgebildet fand. Wie bei andern Reptilien findet auch bei den Schlangen später nach erfolgtem Durchbruch des Urdarms eine Knickung der ursprünglich queren vorderen Urmundlippe nach hinten statt, worauf es unter allmählicher

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Annäherung der Schenkel des /\ zur Ausbildung einer Primitivrinne kommt, auf deren besondere Charaktere ich hier nicht eingehe.

Fig. 2. Längsschnitt durch einen jungen Embryonalschild (*S*) und die dahinter gelegenen Primitivplatte (*pp*), auf welcher eine Sichelrinne aufgetreten ist, die im Schnitt als Delle erscheint. Ueberall im Bereich der Keimscheibe steht das untere Blatt mit Strängen von Nachfurchungszellen in Verbindung, die später vollständig in den Verband des unteren Blattes eintreten.

Fig. 3. Längsschnitt durch die Urdarmeinstülpung, welche nach vorne in einen soliden Kopffortsatz ausläuft. Von einer Scheidung des Entoderms in ein primäres und sekundäres, wie bei andern Reptilen, kann auf dem vorliegenden Stadium noch nicht die Rede sein.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Längsschnitte durch Stadien mit beginnender oder mäßig fortgeschrittener Urdarmbildung ergeben (Fig. 2, 3), dass in vielen Fällen der letzteren die Bildung eines nach vorn gerichteten soliden Kopffortsatzes vorausgeht, in welchen sich erst allmählich von der Oberfläche her ein Lumen einsenkt. In einzelnen Fällen fallen übrigens beide Vorgänge zeitlich so sehr zusammen, dass alsdann von einem Kopffortsatz nicht mehr gesprochen werden kann (Fig. 4).

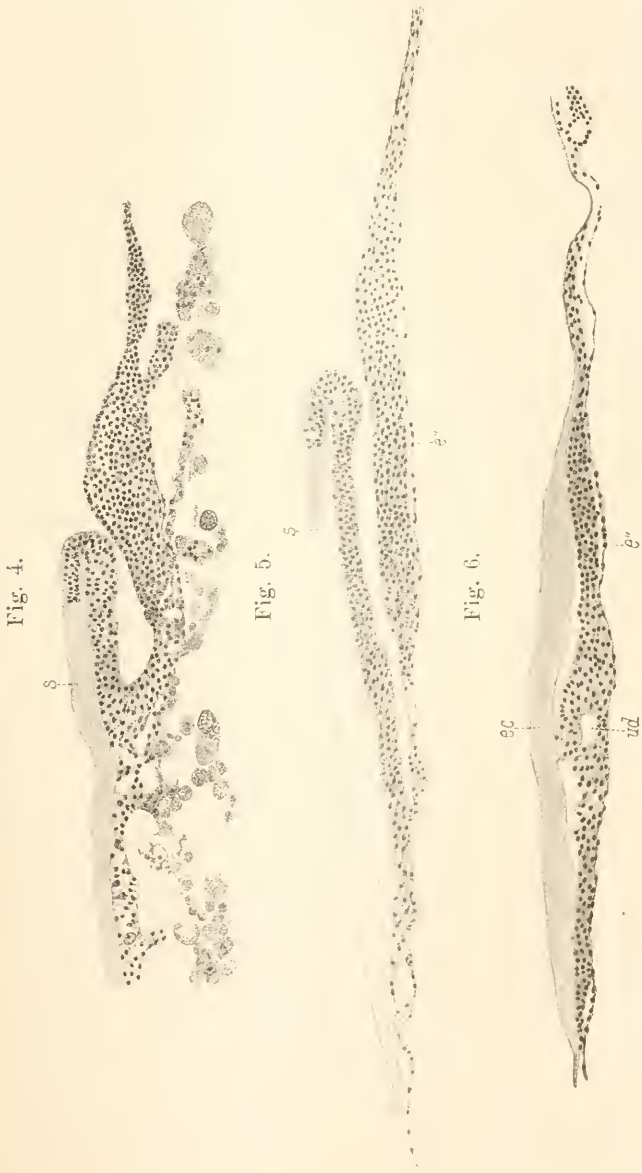

Fig. 4. Längsschnitt durch ein noch älteres Invaginationsstadium, das ebenfalls den durchaus einheitlichen Charakter des Entoderms erkennen lässt.

Fig. 5. Längsschnitt durch ein Stadium mit voll entwickeltem Urdarm. *e''* sekundäres Entoderm.

Fig. 6. Querschnitt durch das vordere Drittel eines voll entwickelten Urdarms. *ud* = Urdarmlumen, rechts und links davon die soliden Seitenteile des Urdarms; *ec* = Ektoderm des Schildes; *e''* = sekundäres Entoderm.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Sehr bemerkenswert ist der Umstand, dass selbst wenn der Urdarm bereits seine halbe Länge erreicht hat, das gesamte Entoderm im Gegensatz zu dem Verhalten bei *Platydactylus* und *Lacerta* bei *Tropidonotus natrix* noch eine vollkommen einheitliche Masse (Fig. 3, 4) darstellt. Ueberall hängt das Zellenmaterial der Primitivplatte, des Kopffortsatzes resp. der Wandungen des Urdarmlumens noch kontinuierlich mit demjenigen Teil des Entoderms zusammen, den wir bei den vorhin angeführten Reptilien schon ziemlich frühzeitig als sekundäres Entoderm oder Dotterblatt von dem an der Einstülpung sich beteiligenden primären Entoderm geschieden sehen. In dieser so auffallenden langbewahrten Einheit des Entoderms haben wir einen entschieden ursprünglichen Zug zu sehen, den sich in diesem einen Punkt die Schlangenentwicklung bewahrt hat, und der sich eng an das Verhalten des Entoderms bei *Chelonia caouana* nach der Schilderung von Mitsukuri anschließt. Während aber bei letzterer die Einheitlichkeit des Entoderms sich, wie mir das aus der Arbeit des japanischen Autors hervorzugehen scheint, dauernd erhält, vermittelt die Natter insofern den Uebergang zu den andern Reptilien, als zur Zeit der völligen Ausbildung des Urdarmlumens sich im Bereich der Primitivplatte und der hinteren Hälfte der unteren Urdarmwand unterhalb beider ein besonderes dünnes aus spindeligen Zellen bestehendes Blatt (*e''* in Fig. 5) angelegt hat, so dass also an diesen Stellen doch noch eine Scheidung in ein oberes, die Urdarmwandungen und die Primitivplatte bildendes primäres Entoderm (Urdarmblatt) und ein darunter hinziehendes sekundäres Entoderm (Dotterblatt) eingetreten ist. Dass diese Scheidung das Entoderm nicht in zwei dem Wesen nach verschiedene Teile spaltet, sondern, wie übrigens auch bei anderen Reptilien, mehr äußerer Natur ist, geht besonders daraus hervor, dass auch beim Gecko, wo das sekundäre Entoderm viel früher angelegt wird, Elemente des letzteren sich am Aufbau des Kopffortsatzes beteiligen und dass bei der Ringelnatter diese Scheidung stets eine unvollkommene bleibt, indem es hier in der medianen Partie der vorderen Urdarmhälfte überhaupt nicht zu einer solchen Spaltung kommt, vielmehr die vordere Urdarm- resp. Kopffortsatzhälfte sich mindestens zu einem guten Teil aus Elementen zusammensetzt, die nicht erst Wucherungserscheinungen von der Primitivplatte her den Ursprung verdanken, sondern bereits an Ort und Stelle (vergl. rechts in Fig. 3) vorhanden waren und dem sekundären Entoderm zuzurechnen sind.

Im Stadium des voll ausgebildeten Urdarms würde sich die Unterscheidung der Keimblätter in folgender Weise gestalten: der Embryonalschild und die davor und seitlich gelegenen Teile des oberflächlichen Epithels können nach dem Aufhören der Einwanderung von tieferen Zellen mit Sicherheit als Ektoderm in Anspruch genommen werden, die Zellen der Primitivplatte und der hinteren Hälfte des Urdarms

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gehören dem primären Entoderm an, während in der vorderen Urdarmhälfte außer dem primären auch zahlreiche Zellen des sekundären Entoderms mit am Aufbau derselben beteiligt sind. An der Urdarmspitze geht das Entoderm derselben ganz allmählich in ein entodermales Plattenepithel über, das sich aus den früher an gleicher Stelle in unregelmäßer Weise gelagerten „amöboiden" tieferen Zellen aufgebaut hat, und daher den entschiedenen Charakter eines sekundären Entoderms besitzt und welches nun als dünne Epithellamelle in der vor und seitlich vom Schilde gelegenen Region direkt unter dem Ektoderm hinwegzieht. Unterhalb der Primitivplatte und der hinteren Urdarmhälfte wird das sekundäre Entoderm natürlich von oben her vom primären Entoderm bedeckt.

Wie die Zellen des Urdarms selbst teils aus der Wucherung der Primitivplatte, teils, im vorderen Abschnitt, aus angelagerten bereits in loco vorhandenen Zellen bestehen, so entsteht auch das Lumen desselben in verschiedener Weise. Der hintere größere Abschnitt entsteht wie auch bei anderen Reptilien durch allmähliche Vertiefung der an der Oberfläche der Primitivplatte auftretenden Urdarmeinsenkung, der vordere Abschnitt fließt jedoch aus einzelnen unregelmäßigen im vordersten Teil des Kopffortsatzes auftretenden unregelmäßigen Lücken zusammen, die erst sekundär mit dem hinteren Urdarmlumen sich vereinigen, ein Verhalten, das in mancher Beziehung an die von Brauer geschilderten Verhältnisse bei *Ichthyophis* anklingt. Auch am ausgebildeten Urdarm ist diese zwiefache Entstehung des Lumens noch dadurch erkennbar, dass die Verbindungsstelle beider Abschnitte etwas verengt (Fig. 5) ist.

Die Länge des Urdarmlumens ist auf der Höhe seiner Ausbildung eine recht beträchtliche (Fig. 5) und erreicht fast 1 mm, nichts desto weniger bleibt sie relativ hinter derjenigen vom Gecko und der Sumpfschildkröte zurück, da sie nur etwas über $^3/_5$ der Schildlänge ausmacht. Sehr interessant ist dagegen bei der Ringelnatter die geringe Breitenentwicklung des Urdarmlumens, sowie die in dieser Beziehung zu beobachtende außerordentliche Variabilität.

Die größte Breitenausdehnung wurde bei einem bereits im Durchbruchsstadium befindlichen Embryo beobachtet, bei dem die Urdarmbreite vorne wie hinten um 0,3 mm herumschwankte, immerhin also nur $^1/_3$ der Länge ausmachte. Bei einem anderen Embryo mit voll entwickelten Urdarm hatte dagegen das Lumen hinten nur eine Breite von 0,15 mm, in der Mitte von 0,09 mm und nahe der Spitze von 0,11 mm, in einem dritten Falle aber ging der Querdurchmesser des Lumens in der Mitte und vorne sogar auf 0,06—0,04 mm hinab, so dass in beiden Fällen das Urdarmlumen in toto betrachtet das Bild eines zwar langen, aber bereits recht engen Kanals darstellt, der in Bezug auf Ausdehnung durchaus an den Urdarmkanal der Sänger erinnert und auf Quer-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

schnitten (Fig. 6, *ud*) als eine kleine rundliche oder elliptische Oeffnung in dem in seinen Seitenteilen soliden Kopffortsatz erscheint. Es liegt demnach bei der Ringelnatter eine entschiedene Tendenz zur Rückbildung der weiten Urdarmhöhle anderer Reptilien vor, sodass die Schlangen in Bezug auf ihre Urdarmverhältnisse einen sehr schönen Uebergang zu den Säugern und Vögel bilden.

In notwendiger Folge dieser Urdarmverhältnisse nimmt auch die Anlage des gastralen Mesoderms einen besonderen Charakter an, indem es in viel größeren Umfange, als das bei irgend einem anderen hierauf untersuchten Reptil der Fall ist, aus den soliden seitlichen Flügeln des Urdarms resp. Kopffortsatzes sich anlegt, so dass also in den erwähnten extremen Fällen nur ein sehr geringer Teil des definitiven gastralen Mesoderms aus der Unterwachsung durch die beiderseitigen Urdarmfalten hervorgehen kann. So werden auch in Bezug auf die Mesodermbildung bei den Schlangen Verhältnisse geschaffen, die zu denen der Säugetiere hinüberleiten.

Entsprechend dieser geringen Breitenausdehnung des Urdarmlumens vollzieht sich auch der Durchbruch desselben nach unten nicht unter so auffallenden Erscheinungen, wie das bei Reptilien mit vollständig hohlem Urdarm (*Platydactylus*, einzelne Schildkröten) notwendig der Fall sein muss. Er tritt zunächst in der vorderen Urdarmregion ein, wo sich entweder eine sich allmählich erweiternde Durchbruchstelle bildet, oder es treten zunächst mehrere, wenig in die Augen springende unregelmäßige und kleine Lücken in der unteren Urdarmwand ein, die, allmählich sich vereinigend eine größere Durchbrechung darstellen. Dadurch vereinigt sich auch hier wie bei anderen Reptilien das Urdarmlumen mit dem unterhalb der Embryonalanlage gelegenen sog. subgerminalen Raum, der Furchungshöhle, so dass der noch mit einer unteren Wandung versehene Rest des Urdarms nunmehr einen Kanal bildet, der durch Vermittlung der Invaginationsöffnung Außenwelt und Furchungshöhle + Urdarm verbindet. Dieser Kanal ist der Kupffer'sche Gang, der anfangs wie bei andern Reptilien einen sehr schrägen Verlauf hat, aber bald durch Zurückweichen seiner unteren Wand steiler wird.

Nun aber tritt etwas ein, was sofort ein helles Licht auf den oben erwähnten zwischen Kupffer und Hoffmann bestehenden Widerspruch zu werfen im Stande ist.

Der Kupffer'sche Gang persistiert nicht, sondern kommt im Gegenteil bereits auf einem sehr frühen Stadium zum Verschluss und zwar schon bei Embryonen, bei denen noch keine Andeutung der Medullarwülste vorhanden ist. Auf Querschnittserien findet man auch nicht mehr die leiseste Andeutung desselben, so dass dadurch vollkommen erklärt ist, weshalb Hoffmann ihn bei Schlangenembryonen mit offner Medullarrinne vermisste. Denselben Befund liefern auch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sehr viel ältere Embryonen und erst wenn eine recht große Zahl vor Ursegmenten aufgetreten ist, kommt es wie beim Gecko zu einem neuen Durchbruch, der dann die Verbindung zwischen Medullar- und Darmrohr herstellt und den bereits von Kupffer und Hoffmann gesehenen Canalis neurentericus s. str. darstellt.

So ist also der Widerspruch in den Angaben beider Forscher nur ein scheinbarer, durch die bisherige lückenhafte Kenntnis der Schlangenentwicklung bedingter. Beide Autoren haben mit ihren thatsächlichen Angaben Recht, nur die dem Widerspruch Hoffmann's zu Grunde liegende stillschweigende Voraussetzung, dass der Canalis neurentericus wie bei der Eidechse eine kontinuierliche Bildung sei, war unrichtig. [29]

Ueber besondere Zellen in der Leibeshöhle der Nematoden.

Von **W. Schimkewitsch.**

A. O. Kowalewsky hatte die Gefälligkeit mir einige freilebende Nematoden aus dem Schwarzen Meere zu übergeben, welche er aus Sewastopol mitgebracht hatte. Es ist mir nicht gelungen, diese Form genau zu bestimmen, doch muss sie augenscheinlich der Gattung *Oncholaimus* (Duj.) Bast. nahestehen. Die Aehnlichkeit mit der genannten Gattung beruht auf dem Vorhandensein einer mit Chitin ausgekleideten Mundhöhle, in welcher sich drei Chitinzähnchen vorfinden, und welche augenscheinlich von beweglichen Papillen-tragenden Lippen umgeben wird; die Papillen werden intra vitam durch Methylenblau gefärbt. Bei der aus dem Schwarzen Meere stammenden Form fehlen jedoch die der Gattung *Oncholaimus* eigenen Seitenorgane. Ohne mich mit der Beschreibung dieser, nur ein faunistisches Interesse bietenden Form aufzuhalten, will ich nur der Färbung erwähnen, welche beim lebenden Tiere gewisse Zellen annehmen, die in der Leibeshöhle dieses Nematoden liegen, wenn man dem Seewasser eine geringe Quantität Methylenblau zusetzt (Fig. 1). Wird dem Seewasser anfänglich Neutralrot zugesetzt, so färben sich die Zellen der Medianfelder und der Seitenfelder, die Zellen der Geschlechtsgänge und zum Teil auch die Muskelzellen. In den Zellen der Median- und Seitenfelder sowie der Geschlechtsgänge färben sich die einzelnen Granulationen, in den Muskelzellen dagegen sammelt sich der Farbstoff in Gestalt von vakuolenartigen Anhäufungen. Führt man einen so behandelten Nematoden aus dem Neutralrot in eine schwache Lösung von Methylenblau über, so werden die erwähnten, in der Leibeshöhle gelegenen, Zellen und speziell die in ihnen enthaltenen Granulationen blau gefärbt, und der Darm nimmt eine bläulich-grünliche Färbung an. Auf diese Weise erhält man eine schöne vitale Doppelfärbung. Die Färbung jener rätselhaften Zellen kann man auch auf Schnitten erhalten, wenn man

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1899

Band/Volume: 19

Autor(en)/Author(s): Will Ludwig

Artikel/Article: Ueber die Verhältnisse des Urdarms und des Canalis neurentericus bei der Ringelnatter (Tropidonolus natrix). 396-407